ÜBER DIE EINWIRKUNG DES LICHTES AUF DIE FLÄCHENTWICKLUNG DER FARNPROTHALLIEN

von

K. GOEBEL (München).

Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Abhängigkeit der Wachstumsrichtung und der Gestaltbildung der Farnprothallien von äusseren Einwirkungen ist vielfach untersucht worden. Es braucht nur an die Plagiotropie der Prothallien, die Verschiedenheit ihrer Ausbildung je nach der auf sie einwirkenden Lichtintensität und -qualität, die Abhängigkeit der Sporenkeimung vom Lichte, das Auftreten männlicher Prothallien u.a. erinnert zu werden. Zuletzt hat Klebs[1]) auf Grund eingehender Untersuchungen unsere Kenntnis dieser Fragen kritisch vertieft und die Literaturangaben gesammelt. Nicht eingegangen ist er auf die Frage ob die Flächenentwicklung des Prothalliums in bestimmter Beziehung zur Lichtrichtung steht, wie das z.B. bei der Abflachung mancher Orchideen-Wurzeln[2]) und bei der unten zu erwähnenden Keimscheibenbildung mancher Marchantiaceen der Fall ist.

Vielleicht war Klebs der Ansicht, dass diese Frage durch die Untersuchungen von Prantl[3]) entschieden sei. Es sind das, soweit mir bekannt, die einzigen, die sich mit diesem Probleme beschäftigt haben. Sie führten zu dem

---

1) G. Klebs: Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. Sitz. B.d. Heidelberger Akademie I, 1916, II. 1917, III. 1917.

2) Goebel: Organographie I. pag. 308.

3) K. Prantl: Über den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien. Bot. Zeitg. 1879, p. 697 ff.

Ergebnis, dass die Flächenbildung der Prothallien zur Lichtrichtung nicht in Beziehung stehe. Prantl sagt a.a. O. pag. 701: „Es muss besonders hervorgehoben werden, dass die Richtung des Breitenwachstums der Prothallien und der dadurch hervorgerufenen Längsteilungen nicht durch die Richtung des Lichtes beeinflusst wird. Es kann dies mit grösster Bestimmtheit an den Kulturen auf Plättchen konstatiert werden, da hier für jedes Individuum die Richtung des Lichtes die gleiche und bekannt ist, und das einzelne Individuum wiederholt beobachtet werden kann. Die jungen Zellflächen stehen in der verschiedensten Lage zu der Richtung des Lichtes; ja man findet selbst in verschiedenen Gliederzellen des gleichen Fadens die Längswände verschieden orientiert". Da nun die Zellflächen bekanntlich plagiotrop sind und sich, bei für die optimaler Helligkeit, rechtwinklig zum Lichte einstellen, so müssen sie nach Prantls Auffassung diese Lage erst nachträglich durch Überkrümmung oder Drehung gewinnen. Aber einerseits erstrecken sich Prantls Untersuchungen nur auf wenige Farne, andererseits kann man eine sichere Aussage über das Problem nur dann machen, wenn die Sporen auf dem Substrat so befestigt sind, dass mechanische Drehungen nicht in Betracht kommen. Prantls Methode bestand darin, dass er auf ein Deckgläschen die Hälfte eines anderen so aufklebte, dass an einer Kante die beiden Ränder genau aufeinanderliegen. Auf dem entgegengesetzten Rande des kleineren Deckgläschens, welcher als ganz schmale Stufe über die Fläche des grösseren vorspringt, werden die in Wasser suspendierten Sporen ausgesät und das ganze so vorgerichtete „Plättchen" in feuchten Sand gesteckt, aus welchem sich das mit geringen Mengen einer geeigneten Nährlösung versetzte Wasser kapilar zwischen den beiden Gläschen bis zu den Sporen emporzieht (a.a. 0. p. 698 u. 699). Diese Anordnung schien mir eine feste Lage der Sporen, welcher dem kapillaren Wasserstrom ausgesetzt sind, nicht

ganz zu gewährleisten. Wir[1]) zogen daher vor, die Sporen auf Objektträgern, auf denen sich Agar mit Benecke-Nährlösung befand, auszusäen. Diese Objektträger wurden teils

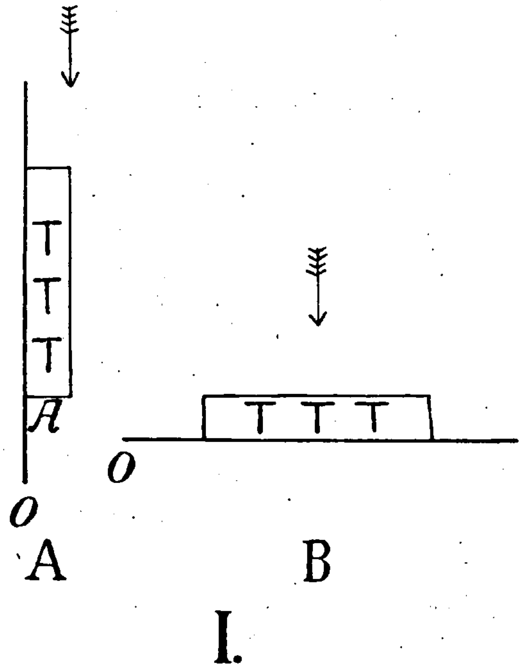


Fig. 1. Schema für die Keimung von Preissia commutata. O Objektträger (bei A vertikal, bei B horizontal) A Agar mit Nährlosung. Lichtrichtung durch Pfeile bezeichnet. (Die Keimung erfolge auf, nicht in dem Agar.)

vertikal gestellt, teils horizontal gelegt und entwederrechtwinklig zu ihrer Fläche oder in deren Richtung belichtet.

Da die ersten Keimungsstadien nicht bei allen Farnen gleich sind, so war von vornherein die Möglichkeit gegeben,

[1]) Herr Dr. W. Troll unterstützte mich bei dieser Unterstützung durch Übernahme der Aussaaten.

dass auch die Beinflussung der Flächenbildung durch das Licht bei den verschiedenen Formen eine verschiedene ist, z.B. bei Farnen, die einen Keimfaden bilden, eine andere als bei solchen, die sofort zur Flächenbildung übergehen.

Zunächst sei indes das schon aus früheren Untersuchungen bekannte Verhalten bei der Sporenkeimung einer Marchantiacee, der *Preissia commutata* geschildert.

Die Sporen wurden ebenfalls in Benecke-Agar auf Objektträger ausgesät und diese teils horizontal, teils vertikal gestellt und von oben belichtet. In beiden Fällen wuchsen die Keimschläuche in der Richtung der Lichtstrahlen (Fig. 1 A u. B), also vertikal. Die Rhizoiden in der entgegengesetzten. Dabei war auffallend, dass bei der Mehrzahl der Sporen die Spitze im Agar nach aussen sah.

Bekanntlich wachsen bei ungenügender Lichtintensität die Keimschläuche lange weiter, ohne eine Keimscheibe auszubilden. Bei hinreichender Lichtintensität dagegen findet durch die Assimilationstätigkeit offenbar innerhalb des Keimfadens eine andere Stoffzusammensetzung statt. Diese ist verbunden mit einer anderen Reaktionsfähigkeit des Keimschlauches. An dessen Spitze entsteht eine Keimscheibe rechtwinklig zum Lichteinfall. Das trat in den Kulturen ungemein deutlich hervor und ist in Figur 1 schematisch erläutert. Der Querstrich bedeutet dabei die Keimschreibe, der Längsstrich den Keimschlauch. Hier ist also eine Beziehung der Flächenbildung der Keimscheibe zur Lichtrichtung vorhanden. Sie tritt aber nur dann in die Erscheinung, wenn die Reaktionsfähigkeit des Keimfadens durch hinreichende Lichtintensität eine Änderung erfahren hat.

Als erstes Objekt von Farnen diente *Osmunda regalis.*

Die Sporen und die Keimung haben bekanntlich mehrere von der Mehrzahl der übrigen Farne verschiedene Eigentümlichkeiten:

1. Die Sporen sind chlorophyllhaltig und keimen in kurzer Zeit.

2. Das erste Rhizoid entsteht nicht nahe der Basis des Keimlings, sondern an der Spitze der Spore.
3. Es bildet sich bei der Keimung sofort eine Zellfläche, nicht wie bei den anderen Farnen zunächst ein Keimfaden.

Die Sporen liegen, von Ausnahmefällen abgesehen, so, dass die Längsachse dem Substrat parallel verläuft, die Spitze sich also seitlich befindet.

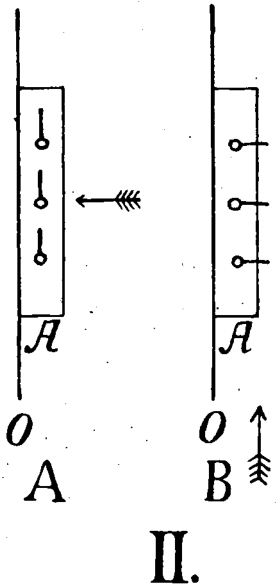


Fig. 2. Schema für die Keimung von Osmunda regalis auf vertikalem Objektträger bei verschiedenen Lichtrichtung.

Beleuchtet man die Objektträger rechtwinklig zur Fläche, so entwickeln sich die Prothallienflächen parallel vom Substrat. (Fig. 2 A) Die Rhizoiden dringen vermöge ihres ausgesprochen negativen Heliotropismus in dieses ein.

Ganz anders, wenn die Beleuchtungsrichtung mit der Längsachse des Objektträgers zusammenfällt (Fig. 2 B). Dann entwickeln sich die Prothallienflächen rechtwinkelig zu dieser Richtung und zum Substrat, die Rhizoiden wachsen in der Beleuchtungsrichtung von der Lichtquelle hinweg. Somit ist die Flächenentwicklung in ihrer Richtung vom Lichte bedingt. Sie findet quer zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen statt, wie bei den Preissia-Keimscheiben. Dass nicht etwa eine Drehung der autonom angelegten Prothallienfläche, also ein nachträgliches Einrücken in die plagiotrope Stellung stattfindet, ist bei Osmunda deshalb leicht nachweisbar, weil bei ihr von vornherein die Flächenentwicklung und zwar noch innerhalb der Sporenhülle eintritt. *Wie* das Licht einwirkt, ist

erst festzustellen. Man kann sich denken, dass es die Richtung der karyokinetischen Spindel beeinflusst, derart, dass diese sich quer zur Richtung der Lichtstrahlen einstellen, aber damit ist die Flächenbildung noch nicht gegeben, es muss auch die Richtung der aufeinander folgenden Teilungsfiguren von der Längsachse des Prothalliums abweichen. Wir sehen also, dass bei Osmunda zweierlei Lichtwirkungen wahrnehmbar sind. Einmal wird von der Lichtrichtung die Flächenentwicklung bestimmt und sodann die verschiedene Ausbildung von Ober- und Unterseite. Die letztere tritt erst später hervor und besteht darin, dass die dem Licht abgekehrte Seite Rhizoiden und Gametangien hervorbringt.

Ein anderes Verhalten zeigten die Keimlinge von *Ceratopteris thalictroides*. Die Sporen sind gegenüber anderen Farnsporen sehr gross. Bei der Keimung entsteht sofort eine Zellfläche. Es wurde zunächst angenommen, diese werde sich wie die von Osmunda rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen ausbilden. Das war in unseren Kulturen aber nicht der Fall. Die Zellflächen entwickelten sich in der Richtung der Lichtstrahlen, waren also zunächst positiv heliotropisch. Erst später, als sie schon eine grössere Flächentwicklung erreicht hatten, bogen sie sich so ab, dass sie sowohl bei den horizontal als bei den vertikal gestellten Objektträgern sich rechtwinkelig zur Richtung der Lichtstrahlen einstellten.

Von Farnen, die bei der Keimung einen Keimschlauch bilden, wurde eine *Adiantum*-Art untersucht. Die Sporen wurden zuerst bei verhältnismässig schwacher Beleuchtung ausgesät. Damit hängt wohl zusammen, dass die Richtung der Keimschläuche eine recht verschiedene war. Anders bei stärkerer Beleuchtung. Hier war die weitaus überwiegende Menge der Keimschläuche, sowohl auf den horizontal als auf den vertikal gestellten Objektträgern in die Richtung der Lichtstrahlen eingestellt. Auch die ursprünglich anders

gerichteten hatten sich so umgebogen, dass sie positiv heliotropisch weiterwuchsen. Es bildeten sich aus den Keimschläuchen Zellflächen, wurden diese breiter, so bogen sie sich um und wuchsen rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen weiter. Adiantum verhält sich also im wesentlichen ebenso wie Ceratopteris. Nach den Untersuchungen von Prantl darf wohl angenommen werden, dass dasselbe auch für andere mit Keinschläuchen versehene Farnprothallien gilt.

Diese Erfahrungen zeigen, dass schon die wenigen untersuchten Formen sich verschieden verhalten. Bei Osmunda entwickelt sich die Prothalliumfläche von vornherein rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen. Bei Ceratopteris und Adiantum ist dies nicht der Fall. Zwar ist Licht von bestimmter Intensität auch hier eine Bedingung für das Auftreten der Zellflächen, aber diese orientieren sich erst später zur Lichtrichtung, ursprünglich sind die positiv heliotropisch wie die Keimschläuche.

Unserem Bedürfnisse zu schematisieren würde es mehr entgegenkommen, wenn alle Farne sich gleich verhalten würden. Dass dies nicht der Fall ist, ist offenbar darin begründet, dass der lebende Sporeninhalt schon vor der Keimung bei den einzelnen Arten mit verschiedenen Fähigkeiten ausgerüstet ist. Die Sporen von Osmunda (und ebenso wird sich wohl die verwandte *Todea* verhalten), sind von vornherein zur Bildung von Prothalliumflächen befähigt. Vorausgesetzt, dass die Keimungsbedingungen gegeben sind, tritt die Zellfläche dann sofort rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen auf. Die anderen untersuchten Farne müssen erst durch Lichteinwirkung zur Flächenentwicklung angeregt werden und erst wenn diese eine bestimmte Ausbildung erreicht hat, tritt eine Umänderung in der Orientierung zum Lichte ein. Diese führt dann zu derselben Lage, welche die Osmunda-Prothallien von Anfang an einnehmen.